云 南 植 物 研 究 1992; 14 (4): 405—412
Acta Botanica Yunnanica

我国西南地区独活属花粉形态及其系统学意义*

何兴金[1]　　溥发鼎[2]
([1] 四川师范学院生物系，南充 637002)
([2] 中国科学院成都生物研究所，成都 610015)

摘要　我国西南的横断山区是独活属（*Heracleum*）在世界上的两个分布中心之一。本文对该地区 16 种具代表性独活属植物花粉进行了光学显微镜和扫描电镜观察。结果表明本属花粉为三棱长球形，超长球形或稀为椭圆球形；3 孔沟，边孔；外壁 2 层，层次分明，基柱明显。根据花粉形态可归为：矩形、赤道收缩形二个花粉类型。其演化趋势为矩形型——►赤道收缩型。花粉形态研究支持了 O. Drude （1898）等关于独活属在伞形科中为一个自然的且较进化的类群的观点。本文从孢粉学角度对属下系统进行了讨论；结合花粉与外部形态分析，少管组应为该属较原始的类群，而与 I. P. Mandenova （1951）将该组作为本属中较进化的类群的观点不一致。

关键词　伞形科；独活属；花粉形态；系统位置

POLIEN MORPHOLOGY OF THE GENUS HERACLEUM FROM SOUTH–WESTERN CHINA AND ITS SYSTEMATIC SIGNIFICANCE

HE Xing–Jin[1],　　PU Fa–Ting[2]
([1]*Department of Biology, Sichuan Teachers College*, Nanchong 637002)
([2]*Chengdu Institute of Biology, Academia Sinica*, Chengdu 610015)

Abstract　The genus *Heracleum* (Umbelliferae) consists of over 70 species. So far, 26 species and 3 varieties of them are found in China; about 25 species and 1 variety distributed in Sorth–westen China. Hengduan Mountains is one of the another centers of distribution in the world. In the present paper, pollen morphology of 16 species of the genus *Heracleum* from this area was investigated. Pollen grains of all the species were examined by LM, SEM. Among them 14 species were palynologically reported here for the first time. The study showed that pollen grains of *Heracleum* in vary shape. Their framework was trigonal in solid form, tricolporate, pleurotreme and exine 2–lauered. The stratification of exine was clear and columellae usually were distinct. According to the characteristics of the pollen grains in *Heracleum*, it may be divided into clearly distinguished types: Rectangular type and

1991 年 9 月收稿，同年 12 月定稿。
* 国家自然科学基金资助项目。

Equatorially–constricted type. The evolutionary trends of pollen types were as follows: rectangular type→equtorial–constricted type. Pollen information supports that O. Drude (1898) etc. treated *Heracleum* as an advanced and nutural taxon in Umbelliferae. According to pollen information, Sect. *Wendtia* should be a comparatively primitive taxon, and Sect. *Millefolia* shorld be an advanced taxon in this genus.

Key words *Heracleum;* Umbelliferae; Pollen morphology; Systematics

独活属（*Heracleum* L.）为伞形科（Umbelliferae），芹亚科（Apioideae），前胡族（Angelicinae），环翅芹亚族（Tordyiinae）的一个重要类群[1]，全世界约70余种，主要分布于欧洲和亚洲的温带地区，1种分布于北美，少数种类分布于非洲东部。我国现知有27种3变种，主要分布于西南地区的横断山区。该区约有25种1变种，是独活属在世界上的两个分布中心之一。本文选择产于该地区的具代表性的16种（分隶于该属的各组、系中）植物，对其花粉形态进行研究，不仅具重要的理论意义，同时该属的大多数种类是我国重要传统中药材，因而还具一定实际意义。

对独活属的花粉形态研究，国外仅有少数种类的报道[2—7]，未见较全面系统的研究报道。国内的《中国植物花粉形态》[8]中报道了1种，席以珍等[9]报道了3种。本文作者在查阅了大量标本资料的基础上，针对属下系统的分歧，选择在系统位置上有重要意义的具代表性种类的花粉进行观察，以期为系统分类提供佐证。本文14种（含1变种）独活属植物的花粉形态为首次报道。

材料和方法

本文研究的材料，大部份采自野外和中国科学院成都生物研究所标本室腊叶标本，少量收集于其它标本馆（表1）。

全部分析材料用G. Erdtman醋酸酐分解法处理[10,11]，分2份，1份用50%的甘油保存于指形管中，供光学显微镜下观察用；1份经乙醇梯度脱水后，用毛笔扫于双面胶纸上，镀膜、供扫描电镜下观察用。

观察结果

1.独活属花粉形态特征

花粉粒为三棱长球形，超长球形或近椭圆球形；赤道面观为椭圆形、矩形、近矩形、赤道收缩形；极面观钝三角形、三角形、3裂圆形或近圆形。花粉粒大小悬殊，变化范围：25.3—48.3×10.5—27.3μm；极轴与赤道轴之比（P／E）1.6—2.9。萌发孔为3孔沟，边孔；沟的长度变化范围14.7—31.5μm，沟可分为长、较长、较短、短（以沟长与极轴之比确定：长>0.7，0.7>较长0.55，0.55>较短>0.45。短<0.45），沟开裂度在赤道处宽而深，向两极逐渐变浅变窄，沟缘在赤道区常有加厚。内孔近矩形、椭圆形、近方形或横长等，孔缘通常加厚并向外突出。外壁2层，外层厚于内层或约相等，厚度为1.5—3.5μm；极区基柱明显，不同种类极区、亚极区、赤道区等处有不同情况

加厚。表面条–网状，网状、细网状等，清楚或较模糊；扫描观察，常为条–网状，疣状、细皱块状纹饰。

16 种独活属植物花粉形态特征见表 1。

2.独活属的花粉类型

根据表 1 所示，独活属各组、系的花粉特征有比较明显的差异，本属的花粉基本上可归为矩形型和赤道收缩形型两类。

(1)矩形类型　本属的少管组、独活组中的独活系及多管组花粉属于该类型。其特征为：赤道面观矩形或近矩形，赤道区通常平直，两极区较圆或较平；极面观为钝三角形、三角形或近圆形；P／E 值为 1.6—2.3。光镜下表面为细网状、网状、条网状纹饰，清楚或少数模糊，扫描观察为条–网状，细皱块状或少数疣状纹饰。

(2)赤道收缩类型　多裂叶组及独活组中长毛系的大多数花粉属此类型。这种花粉类型属伞形科中进化的类型；其特征是：花粉在赤道处有程度不同的收缩，赤道面观呈蚕茧形；极面观为钝三角形、3 裂圆形；P／E 值为 2.1—2.9。光镜下表面为细网状纹饰，较清楚；扫描电镜下为疣状、具细皱块状、条–网状纹饰。

讨　论

1.根据观察，独活属植物的花粉仅具矩形型和赤道收缩形型两类，是伞形科花粉中进化的类型[7,9]。从植物外部形态看，独活属的果实背腹压扁，侧棱扩展成翅，属进化上较高级的类群；与花粉分析结果吻合，支持了 O. Drude 等[1,12]多数学者关于独活属在伞形科中是比较进化类群的观点。另一方面，本属各组、系的花粉形态有交叉或过渡；如短毛独活 *H. moellendorffii*，同一种中具有类似于长菱形型和矩形型花粉（图版Ⅰ:16—20）；独活组的独活系，花粉主要为矩形型，但有的种〔康定独活 *H. souliei*(图版Ⅱ:15,16,19)，多裂独活 *H. dissectifolium*（图版Ⅲ:19—21,24）等〕同时具有短形、赤道收缩形型，说明矩形型与赤道收缩形型的花粉有密切的亲缘关系，通过赤道轴的缩短，矩形类型演化到结构复杂的进化类型——赤道收缩类型。从孢粉学角度证明了独活属各分类群间具较紧密的亲缘关系。

2.少管组 Sect. *Wendtia* 在 I. P. Mandenova[12]的系统中，因其叶为羽状或多回羽状分裂，分生果合生面油管不发育以及背部油管仅为果体长的 1／3—1／2；将少管组作为独活属比较进化的类群。分析少管组的城口独活 *H. fargesii*；其花粉均为较原始的矩形型（图版Ⅰ:1—3,5），P／E 值小（1.8），赤道区稍外突或平直；沟很长，几乎达两极，萌发孔内孔大，矩圆形；在光镜下表面为细网状纹饰。花粉的这些特征反映该类群为本属中较原始的类型，与 I. P. Mandenova 的观点不一致。从外部形态上看，少管组的类群，叶末回裂片卵圆形或椭圆形，分果上油管粗细一致等特征，为其原始性表现，这些与花粉的演化一致；至于合生面的油管不发育，在伞形科的邻近较原始的属中部份种亦有此性状[13]，叶的羽状或多回羽状分裂在本属其它组中多为此种情况，有的分裂回数更多。因此，将该类群作为本属较原始的类群处理较为合理。

3.独活组是一个复杂的类群，该组的独活系为矩形型，长毛系既具矩形型又有进化高级的赤道收缩型。在独活系中存在着明显的过渡类型，如短毛独活同种具有赤道平直

表 1. 独活属 16 种花粉形态特征

Table 1. Pollen morphology of 16 speies in *Heracleum*

分类群		编号	花粉类型	花粉形状		P/E	花粉大小 (μm)	萌发孔		外壁特征				凭证标本	图版
组、系	种名			赤道面观	极面观			沟 (μm)	孔	层次	厚度 (μm)	纹饰 光镜下	纹饰 扫描电镜下		
少管组 Sect. *Wendtia*	城口独活 *Heracleum fargesii*	H10	矩形型	近矩形	钝三角形	1.8	42(39.9–46.2)×23.1 (21–23.1)	细，长 (19.8–25.2)	边孔，近矩形	二层，外层＞内层	2.1–2.8	不清楚网状	极区：长条–网状 赤道区：短条–网状	四川南川 李济华 924721 (JSEI)	Ⅰ:1–3,5
独活组 Sect. *Heracleum* 独活系 Ser. *Heracleum*	独活 *H. hemsleyanum*	H12	同上	同上	同上	1.9	39.9(37.7–42)×21 (18.9–21)	细，较短 (16.2–21)	边孔，椭圆形或横长	同上	3.4–3.5	清楚条–网状	极区：同上 赤道区：条–网状	四川荥经 溥发鼎等 295 (CDBI)	Ⅰ:4,6–8
	平截独活 *H. vicinum*	H14	同上	同上	同上	1.9	39.9(35.7–44.2)×21 (18.9–23.1)	宽，长 (16.8–23.1)	边孔，近矩形 (横长)	同上	2.1–2.5	同上	极区：粗长条–网状 赤道区：条–网状	四川南川 李国凤 61348 (SZ)	Ⅰ:9–11
	短毛独活 *H. moellen–dorffii*	H06	同上 (近长菱形型)	椭圆形 (长菱形)	近圆形 (钝三角形)	1.6	39.9(37.8–42)×25.2 (18.9–25.2)	细，较短 (16.8–18.9)	边孔，近方形，外突	同上	2.2–2.5	清楚网状，条–网状	极区：条–网状 赤道区：具皱块，短条，网状	四川小金 溥发鼎等 9764 (CDBI)	Ⅰ:16–20
	渐尖叶独活 *H. franchetii*	H05	矩形型	近矩形 (椭圆形)	钝三角形	1.8	37.8(33.6–42)×21 (18.9–23.1)	细，长 (18.9–25.2)	边孔，椭圆形或横长	同上	2.1–3.2	清楚条–网状	长条–网状	四川木里 杨亚滨等 7172 (CDBI)	Ⅰ:12–15

续表 1

	山地独活 *Heracleum oreocharis*	H15	同上	近矩形	同上	2.1	44.1(42–48.3×21 (18.9–23.1)	宽,长 (18.9–27.2)	边孔,近矩形	同上	2.1–2.5	清楚粗网状	极区:粗长条–网状 赤道区:疣状,短条–网状	云南鹤庆 秦仁昌 23878 (PE)	Ⅱ:11–13
	康定独活 *H. souliei*	H24	矩形型 (赤道收缩型)	同上	同上	1.9	44.1(42–48.3)×23 (21–25.2)	细,短 (14.7–18.9)	同上	同上	2.5–3.5	清楚条–网状	极区:条–网状 赤道区:具皱块,短条–网状	四川红原 张泽荣 23590 (JSBI)	Ⅱ:15,16,19
	糙独活 *H. scabridum*	H17	矩形型	同上	同上	1.9	39.9(35.7–44.1)×21 (16.8–23.1)	宽,短 (16.8–18.9)	同上	两层，内、外近相等	2.4–2.8	清楚网状,条–网状	细条–网状	云南丽江 俞德俊 15030 (JSBI)	Ⅱ:14,17,18
	永宁独活 *H. yungningense*	H09	同上	同上	钝三角形 (近圆形)	1.8	37.8(35.7–42)×21 (18.9–23.1)	细,较长 (18.9–21)	同上	同上	2–2.4	清楚条–网状	极区:条–网状 赤道区:短条–网状	四川本里 赵清盛 8290 (CDBI)	Ⅱ:1,5,6
	多裂独活 *H. dissectifolium*	H18	矩形型 (赤道收缩型)	同上	钝三角形	2	42(37.8–46.3)×21 (16.8–21)	细,较短 (16.8–23.1)	边孔,近方形 突出	二层,外层>内层	2.5–3.2	清楚网状	极区:条–网状 赤道区:矩条–网状,具皱块	甘肃泾源 王作宽 17035 (JSBI)	Ⅱ:19–21,24
	狭翅独活 *H. stenopterum*	H08	矩形型	同上	同上	1.8	44.1(42–48.3)×25.2 (23.1–27.3)	细,短 (14.7–18.9)	同上	同上	2.4–3.4	同上	短条–网状	四川松潘 曾万章等 080 (CDBI)	Ⅱ:7,9,10

续表 1

独活组 Sect. *Heracleun* 长毛系 Ser. *Villosa*	钝叶独活 *H. obtusifolium*	H29	赤道收缩型 (矩形型)	近矩形 (赤道收缩)	钝三角形	2.3	44.1(38.9–48.3)×18.9 (14.7–18.9)	细,较短 (14.7–18.9)	边孔,近方形 突出	二层，内、外层近相等	2–2.8	模糊细网状	极区:长条–网状 赤道区:疣状,短条–网状	四川马尔康 李馨 70720 (CDBI)	Ⅲ:1–6
	白亮独活 *H. candicans*	H07	赤道收缩型	同上	同上	2.1	39.9(37.8–44.2)×18.9 (14.7–18.9)	细,较长 (21–27.3)	同上	同上	2.2–2.8	模糊网状	极区:长条–网状 赤道区:具皱块,短条–网状	四川木里 杨亚滨 7189 (CDBI)	Ⅲ:7–10,25
多管组 Sect. *Plurivittata*	二管独活 *H. bivittatum*	H26	矩形型 (赤道收缩型)	同上	三裂圆形 (三角形)	2.3	37.8(33.6–39.9)×16.8 (14.7–18.9)	宽,长 (27.3–31.5)	边孔,近圆形	同上	2–2.5	清楚细网状	极区:同上 赤道区:短条–网状	四川雷波 四川药普队 27997 (SZ)	Ⅱ:2–4,8
多裂叶组 Sect. *Millefolia*	裂叶独活 *H. millefolium*	H03	赤道收缩型	赤道收缩矩形	三裂圆形 (钝三角形)	2.9	36.5(25.2–35.7)×12.6 (10.5–14.7)	粗,较短 (16.8–21)	边孔,近方形,突出	二层,外层>内层	1.8–2.1	细网状	极区:疣状,细条–网状 赤道区:疣状,具皱块	四川红原 溥发鼎等 191 (CDBI)	Ⅲ:11–15
	长裂叶独活 *H. millefolium* var. *longilobum*	H04	同上	同上	同上	2.4	33.6(29.4–33.6)×14.7 (10.5–14.7)	细,短 (14.7–16.8)	边孔,近方形或近圆形,突出	同上	1.8–2	清楚条–网状	极区:疣状,具细皱 赤道区:疣状	四川松潘 溥发鼎等 058 (CDBI)	Ⅲ:16–18 22,23

的类型和赤道明显外突的类型（图版Ⅰ:16—20），后一类型近于长菱形型[9]（图版Ⅰ:17,18），它的赤道面观为近菱形，极面观近圆形，萌发孔的位置边、角不分明，P／E值为1.6；席以珍等[9]认为，长菱形花粉经过赤道突起的收缩而演化为矩形型中的原始类型，该类群则可能为其过渡类型。而本种则可能为本系中比较原始的类群。再看独活系中的独活 *H. hemsleyanum*（图版Ⅰ:4, 6—8），平截独活 *H. vicinum*（Ⅰ:9—11）、渐尖叶独活 *H. franchetii*（Ⅰ:12—15）等，花粉P／E值小，沟长，孔大，赤道处稍外突；与少管组花粉有许多相似性，反映出独活系与少管组的紧密联系，同时亦说明这一类群应为独活系中相对原始的类群。另一方面，该系中有的种，其花粉既有矩形型又具赤道收缩类型（但赤道收缩程度较轻），这类花粉亚极区的外壁加厚，沟较短；如康定独活（图版Ⅱ:15,16,19）、多裂独活（图版Ⅲ:19—21,24）、狭翅独活 *H. stenopterum*（图版Ⅱ:7,9,10）等，它们是独活系中相对进化的类群。

独活组的长毛系中，钝叶独活 *H. obtusifolium* 同种中，既具有矩形型又具有赤道收缩型花粉（图版Ⅲ:1—6），白亮独活 *H. cadicans* 的花粉均为赤道收缩型，它们的花粉赤道区有较明显收缩，外壁外层加厚，P／E值2.1—2.3。反映出该类群既与独活系有紧密联系，又属独活组中较进化的类群。

4.多管组中对二管独活 *H. bivittatum* 的花粉做了观察，其花粉属矩形型中相对进化类型，并且同种中同时具有赤道收缩型花粉（图版Ⅱ:2—4,8），该组花粉P／E值2.3，光镜下外壁纹饰为清楚的细网状。从花粉形态特征上看，与长毛系（赤道收缩型兼具矩形型）在系统位置上相平衡。

5.多裂叶组的花粉，形态一致，均为赤道收缩型，P／E值2.3—2.9；赤道区明显收缩，花粉粒体积为独活属中最小的类群（图版Ⅲ:11—18,22,23），沟短，孔缘加厚外突，内孔孔底大孔口小（光镜下正面观为近方形或近圆形，侧面观为喇叭形）；外壁外层加厚。这些特征可能是该类群对高寒和干旱环境的适应。从花粉形态上，该类群属进化高级的类群；外部形态上，植株均矮小，叶3—4回羽状分裂；花粉与外部形态演化均反映出该类群为独活属中最进化的类群。

致谢 王萍莉副研究员对实验给予指导，并多次审阅文稿和提出修改意见。

参考文献

〔1〕Drude C G O. Umbelliferae. In: Engler A, Prantl K. ed. Die maturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: W. Engelmann, 1898; **3**(8):115—116

〔2〕Cereceau-Larrival M.-Th. Morpgologie Pollinique et correlations phylogenetiqus Chez les Ombelliferes. In: Heywood V H, ed. The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. Landon: Linnean Society of London Academic Press, 1971; 109—155

〔3〕Cerceau-Larrival M.-Th. Umbelliferae Juss. *World Pollen and Spore Flora* 1980; **9**:1—33

〔4〕Cerceau-Larrival M.-Th. Plantules et Pollens d'Ombelliferes. *Mem Mus Nat Hist Nat* 1962; **B. 14**:1—166

〔5〕Cerceau-Larrival M.-Th. Correlations de caracteres Chez les grains de Pollen d'Ombeelliferes. *Rev Palaeobotan Palynol* 1967; **4**:311—324

〔6〕 Tavodu O. Taxonomic studies of some species of the family Apiceae by the morphology of their pollen grains. *Biologia* (Bratisl). 1982; **37**(1):89—98

〔7〕 Rafael L, Rodoriguez C. Relationships of Umbellales. In: Heywood V H, ed. Biology and Chemistry of the Umbelliferae. London: Linnean Society of London Academic Press, 1971; 63—93

〔8〕 中国科学院植物研究所形态室孢粉组. 中国植物花粉形态. 北京: 科学出版社, 1960:253

〔9〕 席以珍, 孙湘君. 中国伞形科花粉形态及其早期演化. 植物学集刊 1983; **1**:57—84

〔10〕 Erdtman G. (王伏雄, 钱南芬译). 花粉形态与植物分类. 北京: 科学出版社, 1962; 3—5

〔11〕 Erdtman G. 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组译). 孢粉学手册. 北京: 科学出版社, 1978:283,317

〔12〕 Mandenova I P. Heracleum L. In: Schischkin B K, ed. Flora of USSR. Moscow: USSR Academic Press, 1951; **17**:231—259

〔13〕 袁昌齐, 单人骅. 中国当归属 (*Angelica* L.) 和山芹属 (*Ostericum* Hoffm.) 植物的分类研究. 南京中山植物园研究论文集 1983; 1—17

图版说明

Explanation of plates

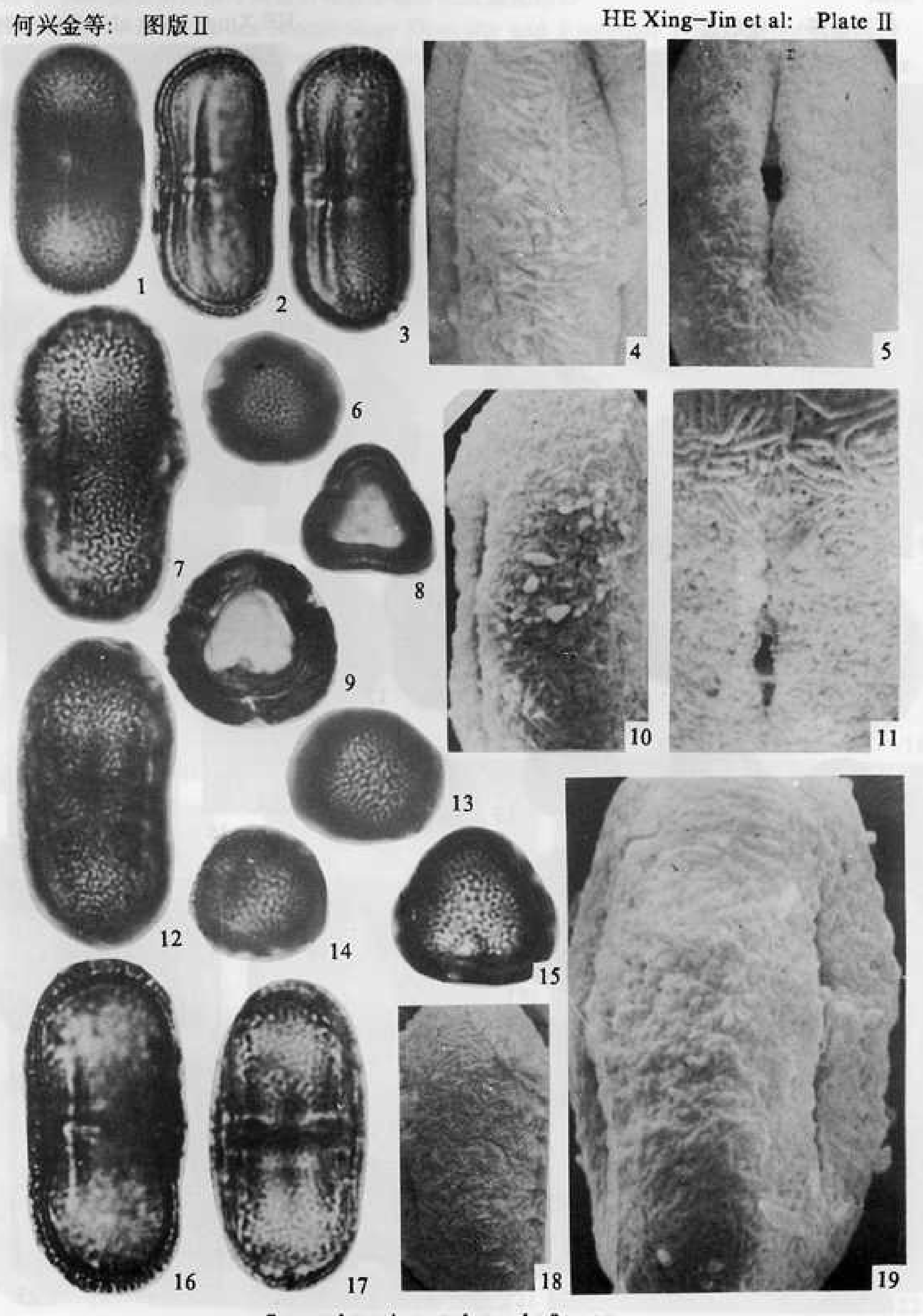
Plate Ⅰ: 1–3,5 *Heracleum fargesii;* 4,6–8 *H. hemsleyanum;* 9–11 *H. vicinum;* 12–15 *H. franchetii;* 16–20 *H. moellendorffii;* (4, ×1800; 5, ×2700; 10, ×2200; 15, ×3100; 20, ×2500; the others, ×1000)

Plate Ⅱ: 1,5,6 *H. yungningense;* 2–4,8 *H. bivittatum;* 7,9,10 *H. stenopterum;* 11–13 *H. oreocharis;* 14,17,18 *H. scabridum;* 15, 16, 19 *H. souliei;* (4, ×3000; 5, ×2500; 10, ×2200; 11, ×3000; 18, ×1200; 19, ×3000; the others, ×1000)

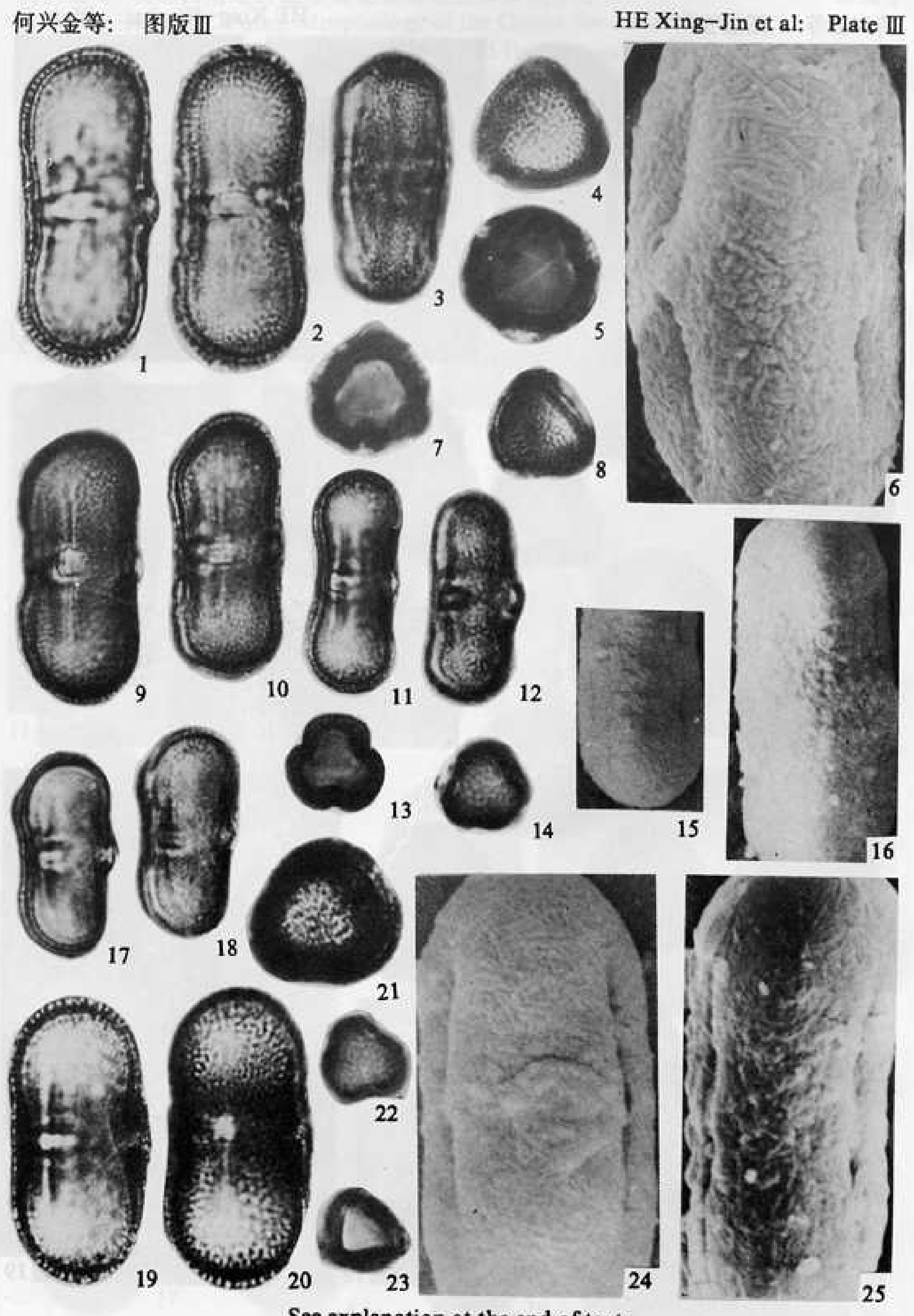
Plate Ⅲ: 1–6 *H. obtusifolium;* 7–10,25 *H. candicans;* 11–15 *H. millefolium;* 16–18,22,23 *H. millefolium* var. *longilobum;* 19–21,24 *H. dissectifolium;* (6, ×3000; 15, ×2200; 16, ×2500; 24, ×2300; 25, ×2500; the others, ×1000)

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20

See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text